ESTRUCTURA DE LAS PRADERAS DE *THALASSIA TESTUDINUM* EN LA ISLA DE PROVIDENCIA, CARIBE COLOMBIANO, DESPUÉS DEL PASO DEL HURACÁN BETA

Structure of *Thalassia testudinum* beds in Old Providence island, Caribbean Colombian, after hurricane Beta

Omar Sierra-Rozo
Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá. oasierrar@unal.edu.co.

Brigitte Gavio
José Ernesto Mancera-Pineda
Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá. Universidad Nacional de Colombia, sede Caribe, San Luis Free Town #52-44, San Andrés Isla, Colombia. bgavio@unal.edu.co, jemancerap@unal.edu.co

RESUMEN
El 29 de octubre de 2005 el huracán Beta, de categoría 1 pasó a 15 km norte de la isla de Providencia, Caribe colombiano. Con el propósito de determinar eventuales cambios estructurales de las praderas de fanerógamas marinas, se monitorearon cuatro praderas de *Thalassia testudinum* Banks ex König alrededor de la isla, uno y dos años después del paso del huracán. Se seleccionaron dos sitios no afectados y dos afectados por el paso del huracán. Se observó que las praderas de pastos marinos en la isla de Providencia parecen sanas y sin signos de alteraciones significativas ocasionadas por el huracán Beta. La única posible alteración de tipo estructural, fue devolver a un estado sucesional más temprano a este ecosistema en las zonas afectadas, alteración que actualmente parece haberse superado.

Palabras clave. Caribe, Colombia, Huracanes, isla de Providencia, pastos marinos.

ABSTRACT
On October 29, 2005, the category 1 hurricane Beta passed 15 Km north of the island of Old Providence in the Colombian Caribbean. To determine any changes in the *Thalassia testudinum* Banks *ex* König beds, we monitored four beds around the island, one and two years after the hurricane. We selected two sites affected by the hurricane and two not affected by the storm. We observed that the seagrass beds look healthy and show no sign of significant alteration due to the hurricane. The only visible change was that the ecosystems returned to an earlier succession stage in the affected beds.

Key words. Caribbean, Colombia, hurricanes, Old Providence Island, seagrass beds.

INTRODUCCIÓN

Los pastos marinos son angiospermas acuáticas que suelen formar praderas en las zonas costeras y son uno de los más importantes biotopos acuáticos (Connolly 1994, Arrivillaga & Baltz 1999). Son notables productores primarios (Kenworthy & Schwarzchild 1998); secuestran carbono atmosférico y suministran oxígeno a aguas y sedimentos, atrapan sedimentos mejorando la transparencia del agua (Costanza *et al.* 1997, Gacia *et al*. 1999); influyen en la geomorfología costera al mermar la energía de las olas y controlar la erosión (McRoy & McMillan 1977, Fonseca & Cahalan 1992); proveen áreas de cría, alimentación y refugio para peces e invertebrados (Williams & Heck 2001); la superficie foliar y brotes permiten la unión de epibiontes, la pantalla foliar genera y retiene material orgánico alóctono y autóctono, creando un medio activo de descomposición y ciclado de nutrientes (Phillips 1992); y son escenario turístico (Michot *et al*. 2002). Desde comienzos de los años 70 las praderas de pastos marinos han disminuido en distribución y abundancia a escala mundial (Cambridge *et al*. 1986, Dennison *et al*. 1993, Kendrick *et al.* 2002), y se considera que el deterioro de la calidad de las aguas costeras es el principal responsable del detrimento de estos ecosistemas (Byron & Heck 2006).

Los huracanes son disturbios a gran escala que pueden ejercen daños extensos a los ecosistemas marinos. El daño de los huracanes a las praderas marinas puede ser variable y depende del huracán y de la localización de las praderas. Además, el daño puede ser irregular, causando erradicación, descubrimiento de rizomas y raíces así como pérdida foliar en algunas zonas, dejando otras localidades prácticamente inalteradas (Anton *et al.* 2009). En la cuenca del Caribe, la probabilidad del paso de un huracán varía según la localidad geográfica, siendo máxima al noroeste de las islas Bahamas (>20% de incidencia de huracán por año), y decreciendo hacia el suroeste de la cuenca. Colombia y el Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina residen en la región Caribe con menores probabilidades de impacto de huracán (1-5% de probabilidad anual) (Pielke *et al.* 2003). Sin embargo, se ha demostrado que el cambio climático global incrementa la intensidad de los huracanes, no tanto en número como en intensidad (Arellano-Méndez *et al*. 2011). Desde los años 70, el porcentaje de huracanes de categoría 4 y 5 ha crecido aproximadamente al doble (Webster *et al*. 2005).

El huracán Beta, de categoría 1, pasó a 15 Km al norte de la isla de Providencia en la madrugada del 29 de octubre de 2005, con vientos de hasta 120 Km/h y marejadas de 1.5 m por encima del promedio (National Hurricane Center 2005, Ródriguez-Rámirez & Reyes-Nivia 2008). Después siguió en dirección noroeste, tomó fuerza y alcanzó categoría 3, para luego disiparse en Nicaragua el 30 de octubre. El INVEMAR (Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras) adelantó una evaluación rápida en los principales ecosistemas marinos y costeros de la isla 15 días después del evento, y reportó para las praderas de pastos marinos daños, como desprendimiento de algas y vástagos y descubrimiento de rizomas y raíces, estimando una perdida en extensión y biomasa sin cuantificar (Ródriguez-Rámirez & Reyes-Nivia 2008). El propósito del presente estudio es establecer, a través de algunas variables medidas de la biomasa, la posible recuperación estructural de las praderas afectadas por el huracán Beta en la isla de Providencia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Diseño experimental. Se seleccionaron cuatro praderas de *Thalassia testudinum*, dos consideradas no afectadas y dos afectadas por el huracán Beta (CORALINA, com. pers.): Camp (N 13º21´94.8´´; W 81º23´48.0´´), y Fuerte (N 13º22´57.5´´, W 81º22´40.8´´)

fueron los sitios no afectados, mientras Punta Rocosa (N 13º21´06.5´´, W 81º21´11.14´´) y Sur-Oeste (N 13º19´53.6´´, W 81º23´39.9´´), los sitios afectados. Los muestreos se llevaron a cabo en julio de 2006 y en septiembre de 2007. Aunque los muestreos son posteriores al disturbio, los sitios seleccionados como afectados o no afectados fueron sugeridos por la Corporación Ambiental del Archipiélago (CORALINA), la cual con base en los monitoreos que periódicamente realiza desde antes del 2005, sobre los ecosistemas marinos, consideró como similares en composición y desarrollo los sitios seleccionados antes del paso del huracán.

Para la toma de muestras se empleó la metodología CARICOMP (2001). En cada sitio se dispusieron dos transeptos de 10 metros de longitud perpendiculares a la costa, a profundidades entre 3.9 - 4.8 m. Se utilizó un nucleador de 10 cm de diámetro para extraer la biomasa en pie y otro fue utilizado para extraer la biomasa y necromasa del sedimento. En cada transepto, se realizaron tres réplicas a 5 m de distancia cada una (al comienzo, en la mitad y al final del transepto). En el laboratorio, el material vegetal se separó en hojas verdes, hojas muertas y rizomas de *Thalassia testudinum* Banks *ex* König. Se separó además la biomasa de *Syringodium filiforme* Kützing *in* Hohenacker y de macroalgas. Para cada muestra se determinó el área foliar de 10 hojas de *T. testudinum*. El material vegetal se lavó con agua destilada, se secó con papel absorbente y se puso en horno secador a 60ºC hasta obtener peso seco constante. El material se pesó con una balanza analítica Onhaus Adventurer Pro AV264 con una precisión de 0.0001 g.

Análisis estadístico. Las diferentes variables medidas se compararon espacialmente (entre estaciones no afectadas y estaciones afectadas) durante un año de muestreo a la vez, y temporalmente (entre el año 2006 y 2007) en cada estación de muestreo a la vez. En los dos tipos de comparación, los datos de las estaciones según su estado (afectadas o no afectadas) se reunieron para conformar dos grupos "zona afectada" y "zona no afectada" y así proceder con la comparación entre zonas mediante la prueba *t-student* heteroscedástica en la comparación espacial, y la prueba *t-student* para muestras emparejadas en la comparación temporal. Se consideró un nivel de significancia del 0.05. Estos análisis se ejecutaron con los programa STATGRAPHICS Plus V. 4.0 (1998) y PAST V. 1.85 (Hammer *et al*. 2001).

RESULTADOS

En el año 2006, las variables área foliar de *T. testudinum* y biomasa de *S. filiforme* presentaron diferencias significativas entre la zona afectada y la no afectada (Figura 1, Tabla 1). El área foliar fue mayor para la zona afectada (40.8 ± 11.9 cm^2). La mayor biomasa de *S. filiforme*, fue aportada principalmente por la estación Sur-Oeste (2228 g/m^2), mientras Punta Rocosa tuvo una biomasa mucho menor (547.5 g/m^2), la cual distó menos de las registradas para las locaciones no afectadas. En la Tabla 1 se observa que entre todas las variables medidas, la biomasa de *S. filiforme* y la de rizomas presentaron el mayor desarrollo en las praderas afectadas (1388 ± 980 y 13878± 853 g/m^2, respectivamente).

En cuanto a la comparación temporal inter-zonas, las variables área foliar y biomasa de *S. filiforme* (diferentes significativamente entre la zona afectada y no afectada para el año 2006) se mantuvieron relativamente estables durante este mismo año en las zonas no afectadas y sufrieron una disminución notable para las afectadas (Figura 1, Tabla 1), lo cual conllevó a que se aproximaran esos valores entre los dos tipos de zonas y no presentaran diferencias significativas en el año 2007. En este mismo año, las variables biomasa de hojas muertas y de algas fue significativamente mayor para las zonas afectadas.

Tabla 1. Promedios y desviaciones típicas de las diferentes variables medidas en el estudio con relación al año y zona de lectura (agrupación de estaciones según estado).

AÑO	ZONA	AF (cm^2)	BHV (g/m^2)	BHM (g/m^2)	BR (g/m^2)	BA (g/m^2)	BS (g/m^2)
2006	NA	28.0 ± 6.3 ^{a}	241.9 ± 127.3	229.2 ± 127.3	1286.0 ± 1604.3 ^{a}	1171.4 ± 1145.9 ^{b}	547.5 ± 509.3 ^{a,b}
	A	40.8 ± 11.9 ^{a,b}	305.6 ± 203.7	496.6 ± 458.4	1387.8 ± 853.1 ^{b}	598.4 ± 585.7	1387.8 ± 980.4 ^{a,c}
2007	NA	28.3 ± 5.1	318.3 ± 127.3	292.8 ± 127.3 ^{a}	356.5 ± 178.3 ^{a}	191.0 ± 127.3 ^{a,b}	318.3 ± 140.1 ^{b}
	A	27.5 ± 13.0 ^{b}	369.2 ± 50.9	369.2 ± 50.9 ^{a}	382.0 ± 63.7 ^{b}	318.3 ± 63.7 ^{a}	394.7 ± 127.3 ^{c}

Abreviaturas como en la Figura 1. Celdas en la misma columna con igual letra superíndice presentan diferencia significativa (prueba *de t-student* heteroscedástica). Superíndice sin subrayar ($\alpha = 0.05$), subrayado ($\alpha = 0.01$).

Respecto a la comparación temporal de las características al interior de cada zona, en las zonas no afectadas, la biomasa de rizomas, de algas y de *S. filiforme* disminuyó notablemente del 2006 al 2007 (Tabla 1). Para las zonas afectadas, el área foliar, la biomasa de rizomas y de *S. filiforme* se redujo significativamente en este lapso. Los valores de la disminución del desarrollo de los pastos en las zonas afectadas, aproximaron las características de las zonas afectadas a aquellas propias de las áreas no afectadas por lo que se homogeniza el estado general de las praderas estudiadas.

DISCUSIÓN

Tormentas tropicales y huracanes son eventos regulares en la cuenca del Caribe. Sin embargo, el efecto de estos fenómenos naturales sobre las praderas de pastos marinos no parece ser tan dramático como en otras regiones, p.e. el Pacífico tropical (Cruz-Palacio & Tussenbroek 2005, Byron & Heck 2006). Aunque la mayoría de los estudios sobre los efectos de los huracanes no incluyen datos pre-huracán, estudios relativamente recientes reportan efectos diferenciales en varias especies de pastos marinos, en donde aparentemente *Syringodium filiforme* es mucho más sensible que *Thalassia testudinum* a los estragos de los huracanes (Fourqurean & Rutten 2004, Cruz-Palacio & Tussenbroek 2005). Ridler *et al.* (2006) reportaron una disminución en *Syringodium filiforme* después de los huracanes Frances y Jeanne en 2004, en un estero de Florida, probablemente causado por una disminución de la salinidad bajo los límites de tolerancia de la especie. Cruz-Palacio & Tussenbroek (2005) determinaron que *Syringodium filiforme* es mucho más sensible a la sedimentación, y que su sistema rizoidal, menos profundo y fuerte que el de *Thalassia*, puede ser expuesto más fácilmente por las fuerzas mecánicas asociadas al paso del huracán (Tussenbroek *et al.* 2008). Sin embargo, después del evento climático, *Syringodium* puede recuperarse completamente y hasta colonizar nuevas áreas. Kendall *et al.* (2004) han sugerido que la presencia de huracanes en las Islas Vírgenes, es directamente responsable de la expansión de las praderas de *Syringodium*, por incrementar la dispersión de semillas y fragmentos vegetativos. Esta hipótesis se denomina '*storm stimulus'* y es la explicación más probable para el incremento en biomasa de *S. filiforme* y *T. testudinum* en la zona afectada el primer año tras el paso del huracán. Además, la mayor área foliar registrada en el año 2006 en la zona afectada, indica que un año después del huracán las praderas afectadas presentaron una buena regeneración, o sencillamente no presentaron marcado daño por causa de tal disturbio natural (Figura 1, Tabla 1). La mayor biomasa de *S. filiforme* entre las praderas afectadas en la estación Sur-Oeste, podría explicarse por diferencias sitio-específicas de estructura de comunidad entre las estaciones, y no por el efecto del huracán (Williams 1987).

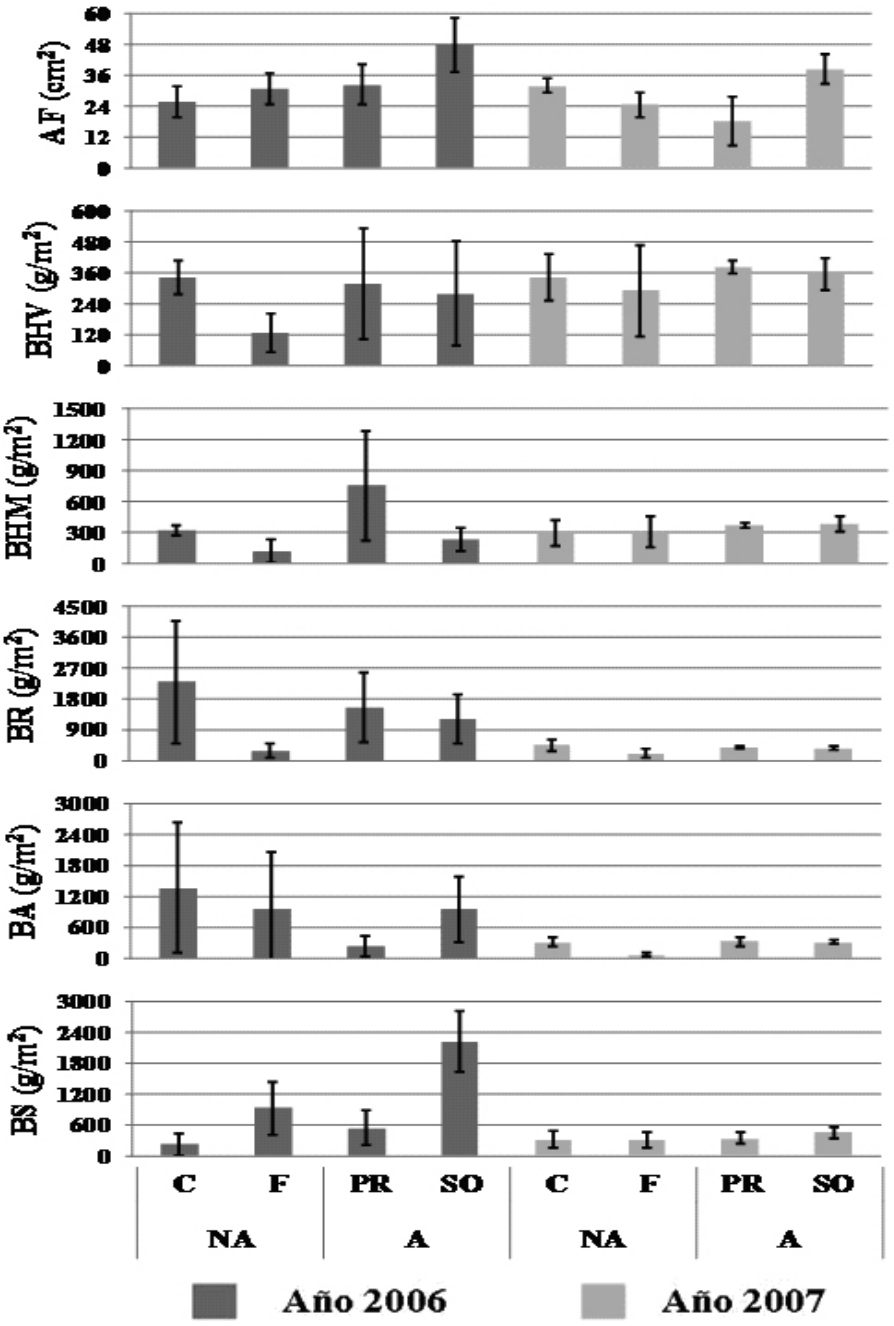

Figura 1. Promedios y errores típicos de las variables estudiadas con relación al año y estación de lectura. NA: zonas no afectadas (estaciones C: Camp y F: Fuerte); A: zonas afectadas (estaciones PR: Punta Rocosa y SO: Sur-Oeste). AF: área foliar; BHV: biomasa de hojas verdes; BHM: biomasa de hojas muertas; BR: biomasa de rizomas; BA: biomasa de algas; BS: biomasa de *S. filiforme*.

Los fenómenos de favorecimiento y competencia interespecíficos propios del desarrollo sucesional de las praderas también pueden explicar la dinámica de crecimiento diferencial entre los diferentes componentes de este bioma conexo al efecto de tormentas, en especial el evidente desarrollo en términos de biomasa, de *S. filiforme* en la zona afectada. Williams (1987), durante un año de seguimiento a parcelas de pastos marinos en una laguna caribeña de las Islas Vírgenes, determinó que tras la poda de *T. testudinum* se da un incremento significativo de la biomasa de *S. filiforme* mediada por la disponibilidad mayor de nutrientes y la ausencia de sombra impuesta por el dosel de *T. testudinum*. Después del desarrollo sucesional de la pradera, caería la densidad de brotes de *S. filiforme* conforme *T. testudinum* se hace dominante como resultado de la competencia por nutrientes del sedimento y por la luz. Luego del desarrollo de *T. testudinum*, su dosel protegería las hojas de *S. filiforme* de la ruptura ocasionada por corrientes de agua, como las causadas por tormentas. Entonces, tras un disturbio, la protección dada por *T. testudinum* favorecería la condición de *S. filiforme* fomentando indirectamente la colonización sexual o asexual de los terrenos despojados. Otros trabajos sobre recolonización, han mostrado que durante el asentamiento en áreas despejadas, *H. wrightii* y *S. filiforme* colonizan los sedimentos antes que *T. testudinum*, según un fenómeno competitivo denominado de interferencia (Harper 1977), el cual consiste en el cambio del medio creado por la proximidad de individuos, y que puede alterar la tasa de crecimiento o la forma de los vecinos cercanos (den Hartog 1971, Patriquin 1975, Zieman 1976).

Respecto a la comparación temporal al interior de cada zona, la acentuada pérdida de biomasa de rizomas de *Thalassia*, de algas y de *S. filiforme* en la zona no afectada entre el 2006 y 2007, posiblemente se deba a la dinámica interna de la comunidad de pradera de pastos, y no a la acción del huracán, pues este no afectó los sitios expuestos al evento. Factores como la herbivoría y las fuerzas físicas habituales, como el régimen de flujo de agua, se combinan con las relaciones competitivas para estructurar una comunidad vegetal particular determinando, por ejemplo, la tasa de ruptura foliar o de otras estructuras vegetales y la remoción de éstas (Williams 1987).

En cuanto a la comparación temporal inter-zonas, las diferencias establecidas en área foliar y biomasa de *S. filiforme* entre la zona afectada y no afectada en el año 2006, tienden a desaparecer en el 2007 debido a la disminución de los valores de estas variables en la zona afectada, probablemente indicando que pasados dos años tras el huracán algunos efectos sobre la pradera se fueron eliminando gradualmente. La mayor biomasa de hojas muertas y de algas en la zona afectada respecto a la no afectada, la reducción en área foliar, biomasa de rizomas y de *S. filiforme* son características de la pradera afectada que podrían relacionarse con su proceso de recuperación a mediano plazo, el cual tras el rápido crecimiento inicial experimentado por la pradera, tanto para *T. testudinum* (biomasa de rizomas y área foliar) como de *S. filiforme* (biomasa), en las zonas afectadas luego del disturbio (primer año), disminuiría su desarrollo durante el segundo año post-disturbio quizás por un reajuste de la comunidad a un estado más estable en respuesta a factores imperantes en este último año.

La homogeneización del estado general de las praderas afectadas y no afectadas proveniente de la dinámica de crecimiento positivo y negativo de pastos y de algas, probablemente se asocie al patrón normal de recuperación de una pradera que ha sido disturbada, el cual ha sido bastante documentado hasta el punto de generar un paradigma ecológico

que describe un esquema de sucesión determinístico (Williams 1990, Fourqurean *et al*. 1995, Kenworthy *et al*. 2002, Whitfield *et al*. 2002). Este esquema se caracteriza por la temprana colonización de sedimentos no consolidados por parte de pequeñas especies algales del tipo tapete (p.e. *Chaetomorpha* o *Batophora*), proseguida por el crecimiento erguido de macroalgas calcáreas y carnosas (p.e. *Caulerpa* spp.). Posteriormente, el crecimiento oportunístico rápido de los pastos (*Halophila* spp*., H. wrightii* o *S. filiforme)* empezaría a imponerse al lado de las macroalgas. Y finalmente, si las condiciones ambientales permanecen adecuadas y hay propágulos disponibles, *T. testudinum* se reclutaría y dominaría en la comunidad. Sin embargo, este es un proceso lento que puede durar entre tres y cinco años o incluso hasta 17 años para *T. testudinum* si se está recuperando de un fuerte disturbio dada la lenta tasa de elongación de sus rizomas (Duarte 1991, Kenworthy *et al*. 2002). Se ha encontrado que las praderas de *T. testudinum* pueden tener una larga existencia (Zieman 1982), y que son extremadamente resilientes a las tormentas severas (Tilmant *et al*. 1994). Esta especie posee un amplio y complejo sistema radicular y de rizomas, láminas foliares anchas, y una estrategia de crecimiento por ramificación que le permite abarcar praderas extensas y persistir pese a la ruptura de sus hojas por algún disturbio (Zieman 1972, 1982). Así tras un disturbio, en una pradera mixta de *T. testudinum* y *S. filiforme*, como las estudiadas en Providencia, se favorecería el desarrollo de S. *filiforme*, pero posteriormente *T. testudinum* crecería paulatinamente y dominaría en la comunidad dada su resiliencia y dispersión clonal. De acuerdo a lo anterior, las praderas disturbadas en este estudio podrían estar en una etapa serial media, en el que conjuntamente coexisten pastos y macroalgas.

Rodríguez-Ramírez & Reyes-Nivia (2008) señalaron que se podría considerar de baja magnitud el impacto del huracán sobre las praderas marinas en Providencia. Tras una evaluación rápida un mes después del disturbio se observó desprendimiento de algas y de vástagos de *T. testudinum* y *S. filiforme*, descubrimiento de rizomas y raíces por erosión del sustrato y fragmentación de hojas, conduciendo a la pérdida de extensión y biomasa vegetal y animal de las praderas. El trabajo de estos investigadores apoya la observación de que los daños causados por el huracán Beta sobre las praderas de pastos en Providencia, fueron compensados por este ecosistema principalmente durante el primer año posterior al disturbio. Aunque ninguna variable estudiada mostró tendencias que se pudieran relacionar directamente con el impacto del huracán, algunas diferencias observadas pudieron ser consideradas consecuencias secundarias. Posiblemente la corta duración del huracán y su baja magnitud sobre Providencia (menos de un día, categoría 1) influyó en el bajo impacto ocasionado. Además, la fuerza del disturbio pudo ser aplacada parcialmente por el efecto amortiguador del cuerpo de agua y de las láminas foliares de *T. testudinum*. Resultados similares obtuvieron Michot *et al*. (2002) en el estudio del impacto del huracán Mitch en Honduras y Guatemala. Igualmente, Anton *et al*. (2009) registraron poca perdida de pastos, macroalgas, microalgas bénticas y fitoplancton en las praderas marinas del Golfo de México por el paso del huracán Katrina, cuya violencia fue mucho mayor de la del Huracán Beta en Providencia.

En conclusión, las comunidades de pastos marinos en la isla de Providencia parecen sanas y sin signos de alteraciones significativas ocasionadas por el huracán Beta. La única alteración percibida fue devolver a un estado sucesional más temprano a este bioma en las zonas afectadas, alteración que actualmente se ha superado. Debido a la importancia de las praderas de pastos marinos para muchos organismos y para el humano, y

por su valor científico, este ecosistema debe continuar siendo protegido, investigado y monitoreado.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer el apoyo logístico de CORALINA sede Providencia para las salidas de campo y a todo el personal de apoyo en la colecta de las muestras. Un agradecimiento especial para Jairo Medina, por el apoyo en la fase de campo y laboratorio. Se reconoce el apoyo de los laboratorios de Ecología y Fisiología del Departamento de Biología de la Universidad Nacional de Colombia sede Bogotá, para el uso de su infraestructura. Este trabajo fue posible gracias al apoyo de Adriana Santos-Martínez, directora del grupo Estudios Ambientales del Caribe. El estudio fue financiado por la Universidad Nacional de Colombia, a través del proyecto código Hermes 5344.

LITERATURA CITADA

Anton, A., J. Cebrian, C.M. Duarte, K.L. Heck Jr. & J. Goff. 2009. Low impact of Hurricane Katrina on seagrass community structure and functioning in the Northern Gulf of Mexico. Bulletin of Marine Science 85 (1): 45–59.

Arellano-Méndez, L.U., M.A. Liceaga-Correa, J.A. Herrera-Silveira & H. Hernandez-Nuñez. 2011. Impacto por huracanes en las praderas de *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) en el Caribe Mexicano. Revista de Biología Tropical 59 (1): 385-401

Arrivillaga, A. & D. Baltz. 1999. Comparison of fishes and macroinvertebrates on seagrass and bare-sand sites on Guatemala's Atlantic coast. Bulletin of Marine Science 65: 301-319.

Byron, D., & K.L. Heck, Jr. 2006. Hurricane effects on seagrasses along Alabama´s Gulf coast. Estuaries and Coasts 29 (6A): 939-942.

Cambridge, M.A., A.W. Chiffings, C. Brittan, L. Moore & A.J. Mccomb. 1986. The loss of seagrass in Cockburn Sound, Western Australia. II. Possible causes of seagrass decline. Aquatic Botany 24: 137-148.

Caricomp. 2001. *Manual of methods for mapping and monitoring of physical and biological parameters in the coastal zone of the Caribbean. Levels 1 and 2*. St Petersburg, Florida: CARICOMP Data Management Center and Florida Institute of Oceanography.

Connolly, R.M. 1994. Removal of seagrass canopy: effects on small fish and their prey. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 184: 99-110.

Costanza, R., R. D'arge, R. De Groot, S. Farber, M. Grasso, B. Hannon, K. Limburg, S. Naeem, R.V. O´Neill, J. Paruelo, R.G. Raskin, P. Sutton & M. Van der Belt. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. Nature 387: 253–60.

Cruz-Palacio, V. & B.I. Van Tussenbroek. 2005. Simulation of hurricane-like disturbances on a Caribbean seagrass bed. J. of Experimental Marine Biology and Ecology 324: 44-60.

Den Hartog, C. 1971. The dynamic aspect in the ecology of sea-grass communities. Thalassia Jugoslavica 7: 101-112.

Dennison, W.C., R.J. Orth, K.A. Moore, J.C. Stevenson, V. Carter, S. Kollar, B.W. Bergstrom & R.A. Batiuk. 1993. Assessing water quality with submerged aquatic vegetation. BioScience 161: 311-312.

Duarte, C.M. 1991. Allometric scaling of seagrass form and productivity. Marine Ecology Progress Series 77: 289–230.

Fonseca, M.S. & J.A. Cahalan. 1992. A preliminary evaluation of wave attenuation by four species of seagrass. Estuarine and Coastal Shelf Science 35: 565–576.

Fourqurean, J.W. & L.M. Rutten. 2004. The impact of Hurricane Georges on soft-bottom, back reef communities: Site- and

species-specific effects in South Florida seagrass beds. Bulletin of Marine Science 75:239–257.

Fourqurean, J.W., G.V.N. Powell, W.J. Kenworthy & J.C. Zieman. 1995. The effects of long-term manipulation of nutrient supply on competition between the seagrasses *Thalassia testudinum* and *Halodule wrightii* in Florida Bay. Oikos 72: 349–358.

Gacia, E., T.C. Granata & C.M. Duarte. 1999. An approach to measurement of particle flux and sediment retention within seagrass (*Posidonia oceanica*) meadows. Aquatic Botany 65: 255–268.

Hammer, Ø., D.A.T. Harper & P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Palaeontologia Electronica 4: 9 p. http://palaeoelectronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm

Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, Londres. 892 pp.

Kendall, M.S., T. Battista & Z. Hillis-Starr. 2004. Long term expansion of a deep *Syringodium filiforme* meadow in St. Croix, US Virgin Islands: the potential role of hurricanes in the dispersal of seeds. Aquatic Botany 78:15–25.

Kendrick, G.A., M.J. Ayland, B.J. Hegge, M.L. Cambridge, K. Hillman, A. Wyllie & D.A. Lord. 2002. Changes in seagrass coverage in Cockburn Sound, Western Australia between 1967 and 1999. Aquatic Botany 73:75–87.

Kenworthy, W.J. & A.C. Schwarzchild. 1998. Vertical growth and short-shoot demography of *Syingodium filiforme* in outer Florida Bay, U.S.A. Marine Ecology Progress Series 173:25–7.

Kenworthy, W.J., M.S. Fonseca, P.E. Whitfield & K.K. Hammerstrom. 2002. Analysis of seagrass recovery in experimental excavations and propeller-scar disturbances in the Florida Keys National Marine Sanctuary. Journal of Coastal Research 37:75–85.

Mcroy, C.P. & C. Mcmillan. 1977. Productivity and physiological ecology of seagrasses. In: C.P. McRoy & C. Helfferich (eds), *Seagrass ecosystems: a scientific perspective*: 53-88. M. Dekker, Nueva York.

Michot, T.C., J.N. Burch, A. Arrivillaga, P.S. Rafferty, T.W. Doyle & R.S. Kemmerer. 2002. Impacts of Hurricane Mitch on Seagrass Beds and Associated Shallow Reef Communities along the Caribbean Coast of Honduras and Guatemala. USGS Open File Report 03-181. National Wetlands Research Center, Lafayette, Louisiana. 65 pp.

National Hurricane Center. 2005. (http://www. nhc.noaa.gov/archive/2005/pub/al262005.

public.011.shtml) Consulta noviembre 13, 2006. PATRIQUIN, D.G. 1975. 'Migration' of blowouts in seagrass beds at Barbados and Carriacou, West Indies, and its ecological and geological implications. Aquatic Botany 1: 163-189.

Phillips, R.C. 1992. The seagrass ecosystem and resources in Latin America. In: U. Seeliger (ed), *Coastal Plant Communities of Latin America.* 107-121. Academic Press, Inc., San Diego, California.

Pielke, R.A. Jr., J. Rubiera, C. Landsea, M.L. Fernández, & R. Klein. 2003. Hurricane vulnerability in Latin America and the Carribean: normalized damage and loss potentials. Natural Hazards Review 4 (3): 101-114.

Riedler, M.S., R.C. Dent & D.A. Arrington. 2006. Effects of two hurricanes on Syringodium filiforme, manatee grass, within the Loxahatchee river estuary, Southeast Florida. Estuaries and Coasts 29 (6A): 1019-1025.

Rodríguez-Ramírez, A. & M.C. Reyes-Nivia. 2008. Evaluación rápida de los efectos del huracán beta en la Isla Providencia (Caribe colombiano). Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras 37 (1): 217-224.

Statgraphics 4.0 PLUS. 1998. Statistical Graphics Systems, STSC Inc. & Statistical

Graphics Cooperation, Rockville.

Tilmant, J.T., R.W. Curry, R. Jones, A. Szmant, J.C. Zieman, M. Flora, M.E. Robblee, D. Smith, R.W. Snow & H. Wanless. 1994. Hurricane Andrew's effects on marine resources. Bioscience 44: 230–237.

Tussenbroek Van, B.I., M.G. Barba Santos, J.K. Van Dijk, S.N. Alcaraz & M. Calderon. 2008. Selective elimination of rooted plants from a tropical seagrass bed in a back-reef lagoon: a hypothesis tested by Hurricane Wilma (2005). Journal of Coastal Research 24 (1): 278-281.

Webster, P.J., G.J. Holland, J.A. Curry & H.R. Chang. 2005. Changes in tropical cyclone number, duration and intensity in a warming environment. Science 309: 1844-1846.

Whitfield, P.E., W.J. Kenworthy, K.K. Hammerstrom & M.S. Fonseca. 2002. The role of storms in the expansion of disturbances initiated by motor vessels on subtropical seagrass–coral banks. Journal of Coastal Research 37: 86–99.

Williams, S.L. 1987. Competition between the seagrasses *Thalassia testudinum* and *Syringodium filiforme* in a Caribbean lagoon. Marine Ecology Progress Series 35: 91-98.

Williams, S.L. 1990. Experimental studies of Caribbean seagrass bed development. Ecological Monographs 60: 449–469.

Williams, S.L. & K.L. Heck Jr. 2001. Seagrass community ecology. In: M.D. Bertness, S.D. Gaines & M.E. Hay (eds.), *Marine community ecology*: 317-337. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts.

Zieman, J.C. 1972. Origin of circular beds of *Thalassia* (Spermatophyta: Hydrocharitaceae) in South Biscayne Bay Florida and their relationship to mangrove hammocks. Bulletin of Marine Science 22: 559–574.

Zieman, J.C. 1976. The ecological effects of physical damage from motor boats on turtle grass beds on southern Florida. Aquatic Botany 2: 127-139.

Zieman, J.C. 1982. *The ecology of seagrasses of south Florida: A community profile.* U.S. Fish and Wildlife Services, Office of Biological Services, Washington, D.C. FWS/OBS-82/85. 158 pp.

Recibido: 17/06/2011
Aceptado: 20/03/2012